La supervivencia de animales y plantas en refugios libres de hielo durante las glaciaciones del Pleistoceno

Carl H. Lindroth

La existencia de refugios, es decir, de reducidas áreas libres de hielo en las que varias especies de animales y plantas pudieron sobrevivir durante los largos periodos glaciales, fue propuesta por primera vez en Escandinavia por los botánicos. Los argumentos geológicos en apoyo de estos refugios, que entonces parecía existían, fueron rechazados posteriormente por los geólogos. No obstante, el descubrimiento en la Isla de Kodiak, en Alaska, de un refugio cerrado, enteramente rodeado de hielo, y las favorables condiciones climáticas en el borde del glaciar Vatna de Islandia, son poderosos argumentos en favor de la opinión de los biólogos.

En el periodo geológico Pleistoceno — es decir, durante los dos últimos millones de años aproximadamente — nuestro planeta ha sufrido varias oscilaciones climáticas que han ocasionado importantes glaciaciones en las altas latitudes y regiones montañosas de los hemisferios oriental y occidental (Fig. 1). El número exacto de periodos glaciales y las causas de estos fenómenos son objeto de opiniones diferentes que aquí no nos planteamos. Así como tampoco, el que ahora vivamos o no en un periodo interglaciar, tras del que puede venir otra glaciación.

Al principio, frecuentemente súbito, de cada periodo glacial, la biota — es decir, todos los animales y plantas — de los continentes y océanos afectados, se vio sometida a cambios catastróficos. Se formaron glaciares locales que crecieron y se desarrollaron hasta constituir un manto de hielo casi contínuo que cubría la parte norte de los continentes: en Europa alcanzó el norte de Alemania y la mayor parte de las Islas Británicas, mientras que en Norte América avanzó más hacia el sur hasta la confluencia de los ríos Ohio y Mississippi. El casquete glaciar alcanzó su máxima extensión durante la última glaciación (denominada en Europa Riss y en Norte América Illinois), pero los glaciares de la penúltima glaciación (Würm o Weichseliense; Wisconsin en Norte América) no fueron mucho menores.

El clima del último periodo interglacial (en Europa denominado Eemiense), entre Riss y Würm, difería poco del clima actual, llegando a ser a veces algo más cálido. Por los fósiles sabemos que la fauna y flora de Europa tenía una distribución muy parecida a la actual, y que los insectos estaban representados casi por las mismas especies. Lo que ha sucedido después del periodo Würm, en los tiempos del Tardiglacial y Postglacial últimos, fue simplemente una re-colonización de áreas habitadas por la biota del Eemiense y muy probablemente de periodos interglaciales anteriores. Aparentemente esos seres se habían acondicionado para sobrevivir en las áreas libres de hielo que denominamos «refugios».

Dos tipos principales de refugios biológicamente activos existían en el hemisferio norte durante las glaciaciones del Pleistoceno. El primero y más importante para la supervivencia fue el «gran refugio» situado en las áreas marginales del casi contínuo manto de hielo circumpolar. En muchas regiones, por ejemplo Europa central y las Cascadas, y al sur de los Apalaches en Norte América, este borde lo determina zoológicamente el límite norte de los animales excavadores y cavernícolas [1].

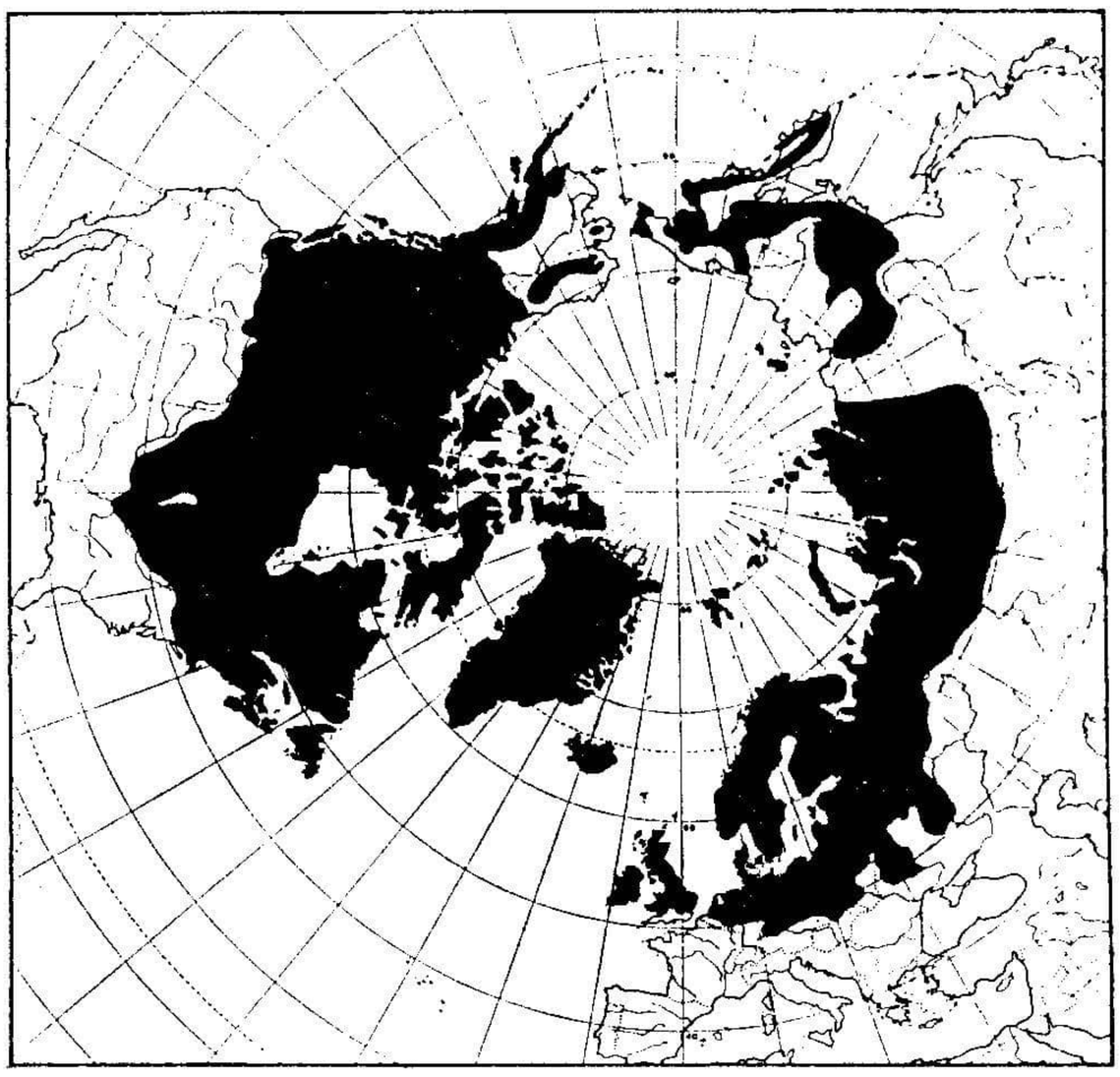

Figura 1 Glaciaciones pleistocénicas del Hemisferio Norte, independientemente del tiempo. Se han omitido los glaciares locales al sur del manto de hielo principal, así como las partes heladas de la actual zona marítima. No se señalan refugios. (Recopilado de diferentes fuentes).

Los grandes refugios más ricos en especies forestales y de montaña se encontraban sin duda en el Asia central y oriental [2, 3]. Sirvieron como centros de fauna y flora, desde donde en cada periodo interglacial se produjo una emigración en gran escala hacia Europa y Norte América, dando como resultado una distribución circumpolar de muchas formas adaptadas al frío. El norte de Alaska, que permaneció libre de hielo durante todo el Pleistoceno, sirvió como centro secundario conectado a intervalos con otro en el noreste de Asia mediante el puente de Bering [4]. Los *massifs de refuge* en las zonas marginales de los Alpes [5], y en los Apalaches y Cordilleras de Norte América tuvieron una influencia más local.

El segundo tipo principal de refugio glacial se produjo dentro de los límites del casquete helado nórdico y consistía de áreas reducidas libres de hielo, bien completamente rodeadas de hielo o limitadas por el mar, al menos por un lado. Se denominan respectivamente

Carl H. Lindroth

Nació en Lund, Suecia, en 1905. Estudió en las Universidades de Estocolmo y Uppsala, en donde obtuvo en 1931 el doctorado. Desde 1951 ha sido catedrático de entomología en la Universidad de Lund. Su labor científica se refiere a la taxonomía de los insectos, principalmente la familia de los Carábidos entre los coleópteros, y a la biogeografía general. Se ha interesado especialmente por la fauna circumpolar y ha publicado un libro sobre las conexiones de la fauna de Europa y América del Norte (1957).

«nunataks» y «refugios costeros». Estos refugios nórdicos estuvieron aislados casi por completo de toda inmigración durante los periodos de máxima extensión del hielo, y por consiguiente pueden considerarse como «refugios cerrados», en oposición a los grandes refugios «abiertos» que probablemente recibieron inmigración contínua de especies de regiones más meridionales.

La controversia en Escandinavia

La idea de supervivencia glacial en pequeños refugios de tipo cerrado se les ocurrió primero a los botánicos escandinavos y se basó en la actual distribución de las plantas [6]. Se dio especial importancia al tipo «bicéntrico» entre las especies adaptadas al frío (Fig. 2), pues se pensó que indicaba una supervivencia glacial en dos o más refugios glaciales de Noruega, muy distantes. Por otra parte, los oponentes a la teoría de la supervivencia argumentaban que el hiato entre las dos sub-áreas de las especies bicéntricas es por su clima la parte menos ártica de la cadena de montañas de Escandinavia, y que esta situación era todavía más acusada durante el óptimo climático postglacial, cuando el límite de los bosques estuvo por lo menos 300 m por encima de su nivel actual y amenazaba la existencia de la biota adaptada al frío.

Las pruebas zoológicas en apoyo de la teoría de los refugios glaciales en Escandinavia se obtuvieron principalmente al cartografiar la distribución de individuos de alas largas y cortas de ciertos coleópteros dimórficos de la familia de los Carábidos [7]. El carácter de las alas viene determinado genéticamente; los individuos de alas largas — que normalmente pueden volar — se consideran como homozigotes. Por consiguiente, el área

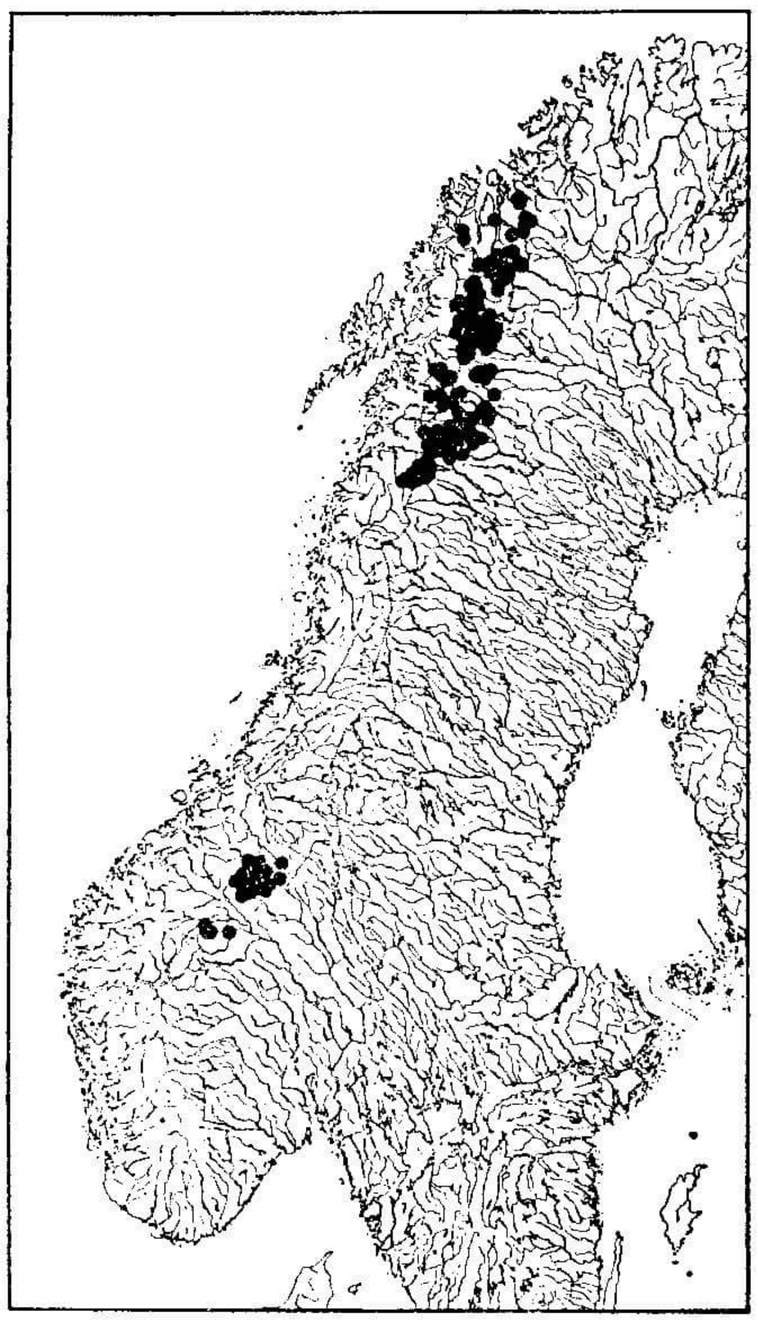

Figura 2 Distribución bicéntrica de la campanilla ártica *Campanula uniflora* L., en Escandinavia. Se supone que ha «invernado» en refugios de Noruega. (Según T. Ardwidsson, 1943.)

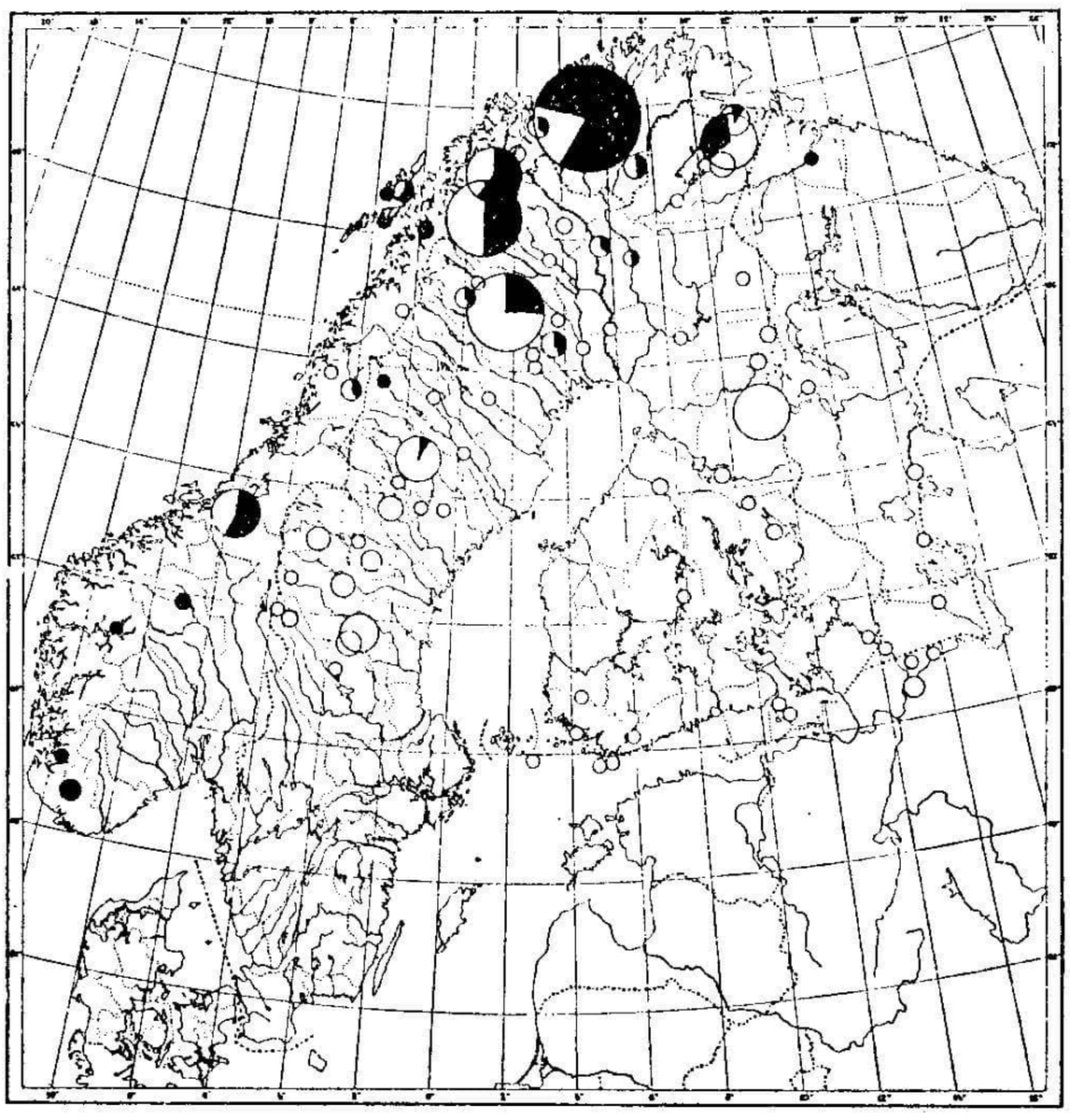

Figura 3 Distribución de *Bembidion grapei* Gyll., coleóptero con dimorfismo de alas. Los círculos y sectores negros indican alas cortas; los círculos y sectores claros, individuos de alas largas. Las áreas de los círculos son proporcionales al número de ejemplares estudiados (1–80). La especie está ausente de Europa al sur de Escandinavia; y las poblaciones con preponderancia de la forma de alas cortas se supone indican supervivencia glacial en Noruega.

marginal de una especie emigrante está ocupada normalmente por una población de alas largas; la predominancia o existencia exclusiva de individuos de alas cortas es un indicio de colonización próxima. Por este método pueden delimitarse los centros primitivos de una especie, y en Escandinavia se han encontrado a lo largo de las costas de Noruega gran número de centros de especies de Carábidos (Figs. 3 y 4). Estas áreas se han interpretado como refugios glaciales, sin que se haya podido dar otra explicación satisfactoria.

En un principio parecía que los hallazgos de los geólogos escandinavos apoyaban las conclusiones de los biogeógrafos. Los datos puramente geológicos se pensaba indicaban que ciertos distritos costeros no habían sufrido glaciación, o cuando menos habían permanecido libres de hielo durante la mayor parte de la última glaciación (Würm), que se consideraba como un ininterrumpido periodo frío.

Pero los geólogos han cambiado radicalmente de opinión. Se han encontrado también depósitos glaciales y estrías en partes de la costa de Noruega que, desde un punto de vista biológico, habían sido consideradas como áreas de refugio [8], y estos vestigios de glaciación se han datado por los geólogos como pertenecientes al periodo Würm. K. Fægri [9] planteó claramente la cuestión: «Los biólogos tienen un problema e intentan una explicación. Los geólogos no aceptan ésta, pero no pueden ofrecer ninguna solución al problema».

Esta controversia no está restringida a la península escandinava. Argumentos en pro y en contra de la existencia de refugios glaciales cerrados se han expuesto con la misma vehemencia en relación con Islandia [10] y el noreste de América [11].

Durante la última década, los avances en la geología del Pleistoceno han conducido a una interpretación mucho más complicada y han modificado radicalmente las opiniones sobre las condiciones climáticas durante la glaciación de Würm y el periodo Tardiglacial.

La última glaciación se ha visto que consta de dos etapas, Würm I y Würm II, separadas por un acusado «Interestadial» [12]. Las capas fosilíferas de Suecia central, antes consideradas como de edad interglacial [13, 14], del Interglacial Eemiense (entre Riss y Würm), se atribuyen recientemente, en parte por datación de ^{14}C, al Interestadial entre Würm I y II [15]. La importancia de la desglaciación durante este periodo fue tan grande, por lo menos en Escandinavia, que tiene el carácter de un verdadero Interglacial. El clima que acusan los insectos fósiles fue a veces tan suave como el actual. Sabemos además [16] que el «periodo Dryas Moderno» que sigue al periodo cálido Allerød (hace 12 000 a 10 900 años) y duró unos 500 años, fue más duro de lo hasta ahora supuesto e incluye un nuevo avance del manto de hielo escandinavo que, por ejemplo, en Noruega dio lugar a las famosas morrenas terminales de Raene en la boca del fiordo de Oslo [17]. Esta diferente y complicada interpretación de la historia glacial del fin del Pleistoceno da lugar a una incertidumbre sobre el significado de conceptos tales como «refugio» y «supervivencia glacial».

Si un biogeógrafo escandinavo, después de pesar cuidadosamente el pro y el contra, se convence de que la distribución de una cierta especie de planta o animal no puede explicarse como resultado de una emigración postglacial desde áreas de fuera de Escandinavia, es decir, que la supervivencia glacial se ha producido dentro del área, entonces caben tres posibilidades — según la interpretación del pasado dada por los geólogos:

1. Supervivencia desde el último periodo interglacial principal (Eemiense) a través de Würm I y Würm II, aunque no necesariamente en el mismo refugio durante ambas glaciaciones.

2. Supervivencia desde el periodo interestadial Würm, sólo durante Würm II. Esta posibilidad tendría especial importancia si pudiera demostrarse que el clima durante Würm II — o por lo menos la extensión del hielo en Escandinavia occidental — fue menos duro que durante Würm I.

3. Supervivencia sólo durante el periodo Dryas Moderno siguiente a una emigración desde el sur en el precedente periodo cálido Allerød.

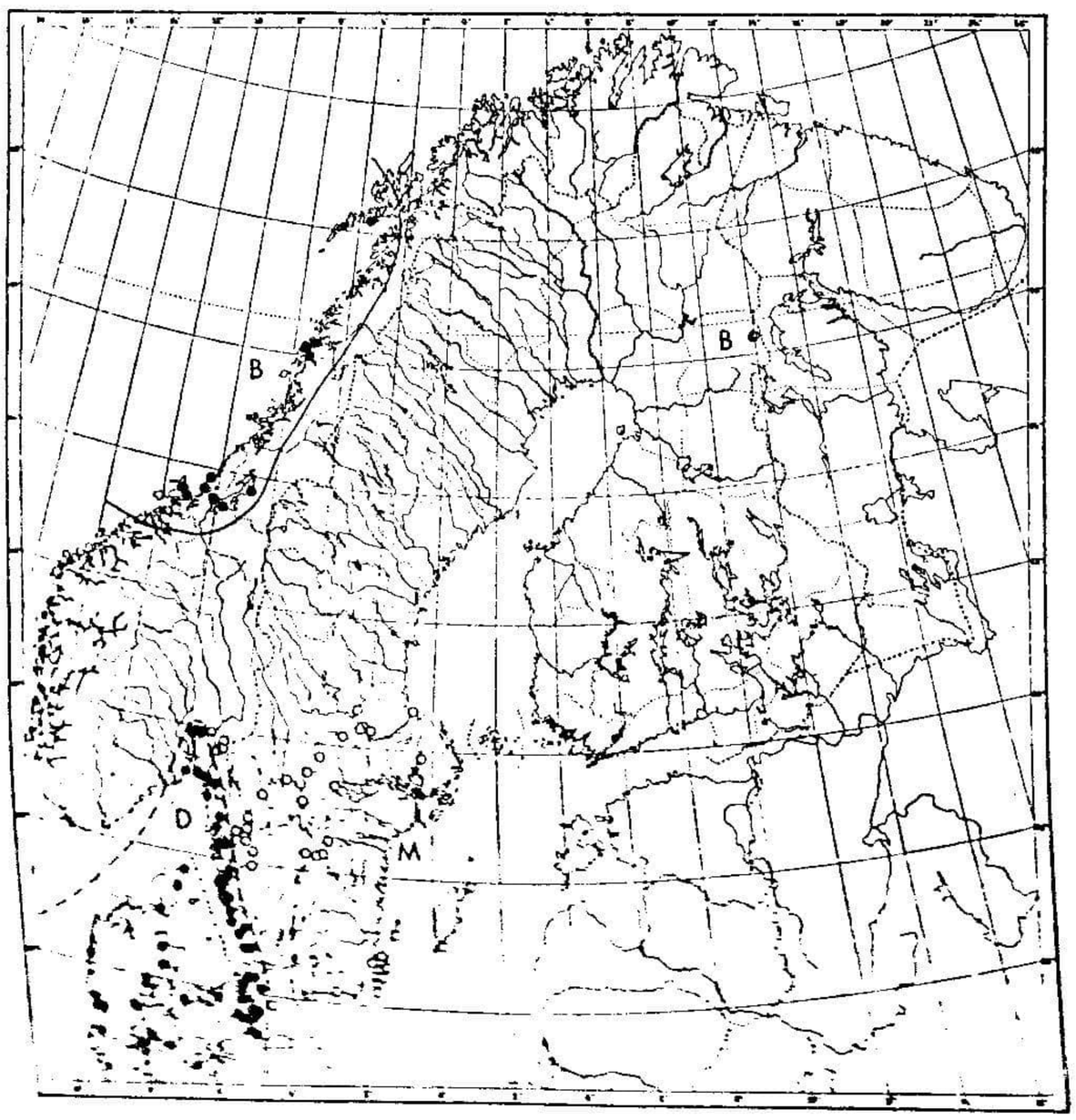

Figura 4 Distribución de *Bembidion aeneum* Germ., coleóptero con dimorfismo de alas. B, todos con alas cortas; M, todos con alas largas; D, poblaciones mezcladas.

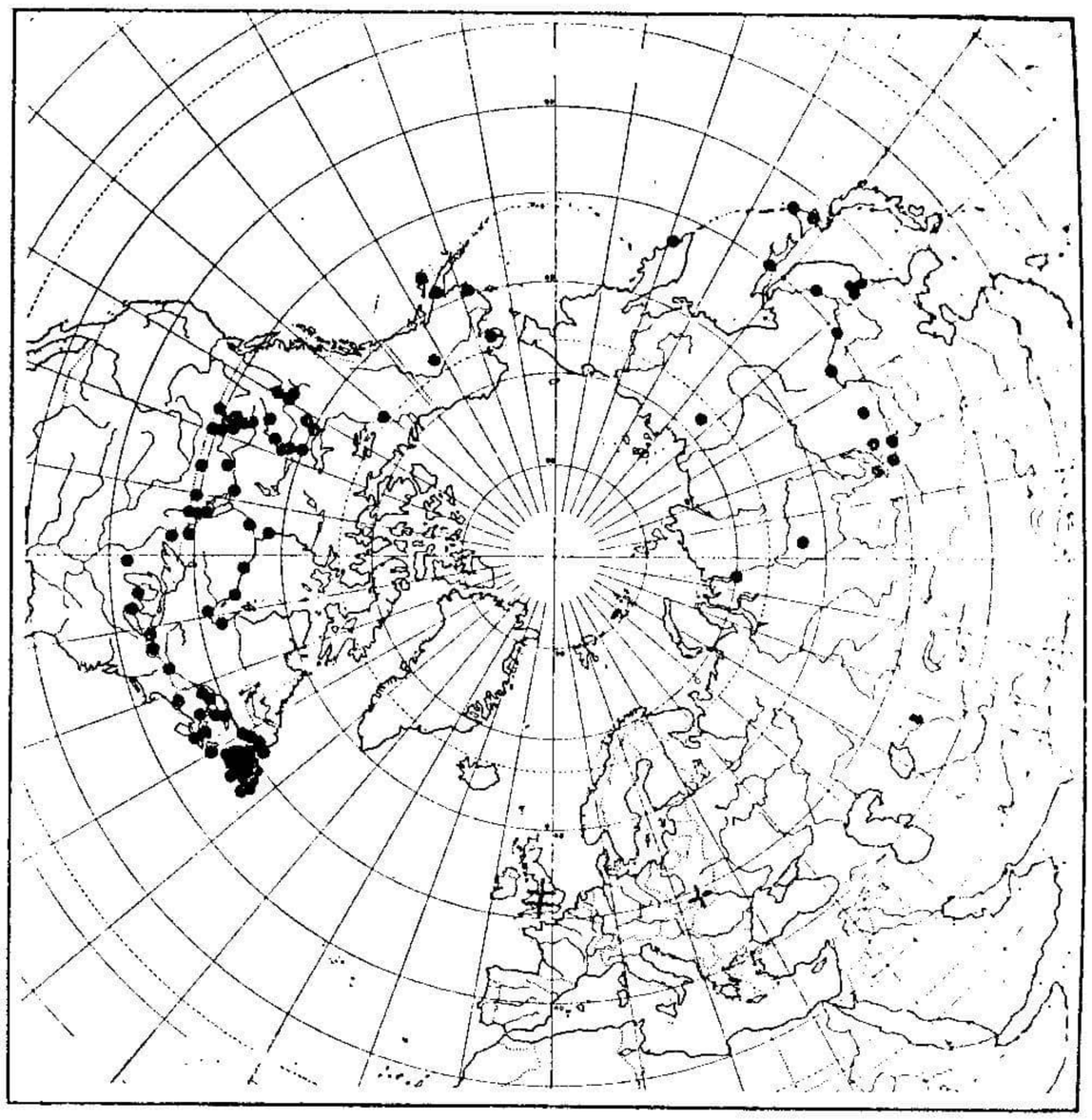

Figura 5 Distribución de *Carabus maeander* Fisch., coleóptero no volador, extinguido en el Viejo Mundo al oeste del río Yenisei, pero miembro de la fauna Würm de Europa hace unos 50 000 años.

Consideremos primero esta última posibilidad. Ha sido pensada para reemplazar, más o menos, la teoría de los refugios glaciales [16] y, a la luz de los recientes descubrimientos geológicos en Gran Bretaña, es claro que su importancia ha sido infraestimada. Se sabe ahora que en el actual Mar del Norte ha existido una «Tierra de Dogger» desde el Tardiglacial hasta el primer tiempo Postglacial, y los insectos fósiles han demostrado que una verdadera fauna de tundra habitaba en Inglaterra a intervalos durante el Würm interestadial, que contenía varias especies ahora extinguidas, no sólo en las Islas Británicas, sino en toda Europa (Fig. 5). Parte de esta fauna sobrevivió en el periodo Tardiglacial, y las condiciones fueron favorables para que emigrara a Escandinavia, a través de la Tierra de Dogger, una fauna aclimatada al frío. Durante el deshielo en el periodo Allerød, esas especies pueden haberse extendido hacia el norte a lo largo de la costa noruega, y el nuevo avance del hielo durante el Dryas Moderno puede haber dado lugar al aislamiento de poblaciones de determinadas especies en refugios cerrados separados.

Por consiguiente, parece claro que muchas especies de animales y plantas que se incluían en el grupo de «hibernadores del Würm», especialmente los que se creía que han sobrevivido en el sur de Noruega, son emigrantes del Tardiglacial.

Pero esto no resuelve todo el problema. El estudio de

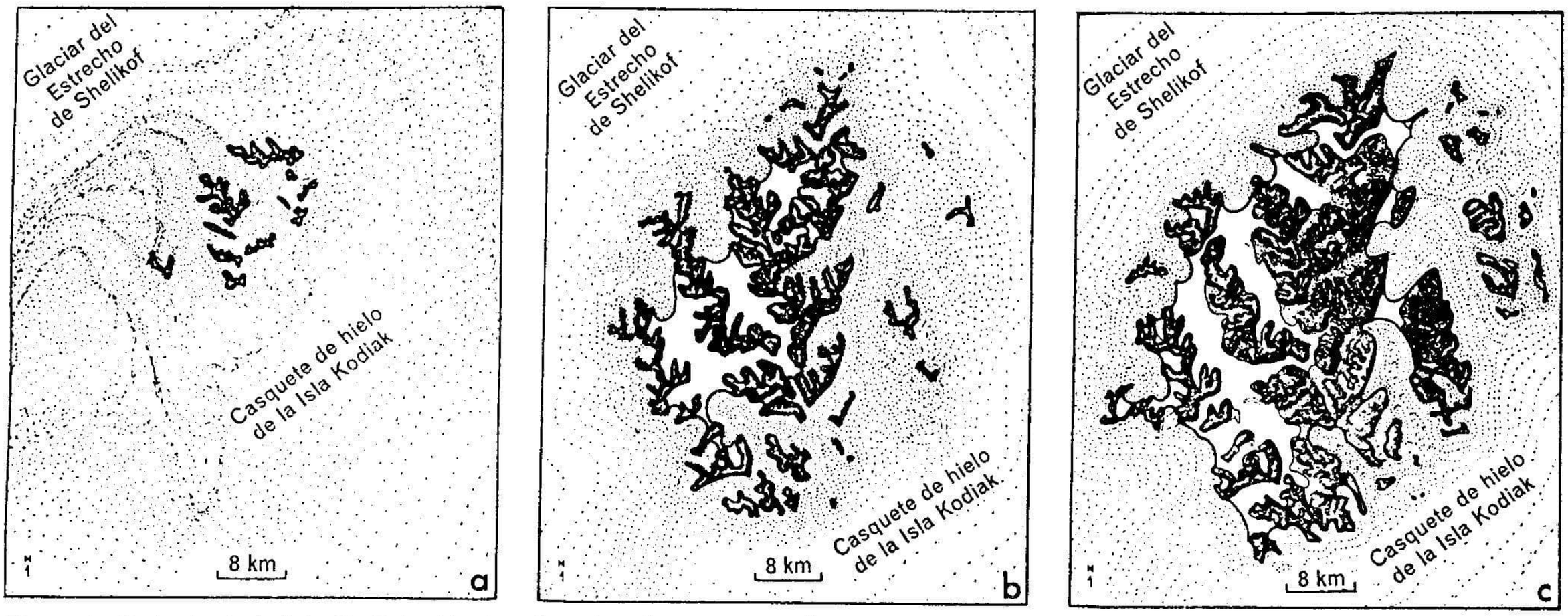

Figura 6 Refugio de la Isla Kodiak, Alaska. a) en la primera etapa (Illinois?=Riss); b) en la media (Wisconsin pretípico?=Würm I) c) en la final (Wisconsin típico=Würm II). Zona punteada, hielo glacial; zona en relieve, «nunataks»; áreas sin dibujo, lagos proglaciales. (Según [19].)

los coleópteros con dimorfismo de alas parece que puede ofrecer aquí una pista. Aceptando la teoría de la emigración post-Würm desde el sur por el numeroso grupo de especies caracterizado por *Bembidion grapei* (Fig. 3), ello implicaría la dispersión de la forma genéticamente no voladora a lo largo de toda la costa Noruega durante poco más de 1000 años. Además, esta especie, aunque no muy adaptada al frío, no existe en Inglaterra ni se ha encontrado allí en estado fósil.

Con *Bembidion aeneum* (Fig. 4) la población que se supone refugiada, está completamente aislada en la parte central de la costa noruega y se compone exclusivamente de individuos fenotípicos de alas cortas. Razonablemente se supone que la selección favorece las formas no voladoras en pequeños refugios aislados, pero cae fuera de toda probabilidad que las formas de alas largas puedan haber sido exterminadas totalmente en un periodo a lo sumo de 500 años, es decir, durante el periodo Dryas Moderno.

El tipo de distribución representado por las dos especies *Bembidion* puede difícilmente explicarse a menos que retrocedamos en el tiempo, lo cual representa que deben haber sobrevivido en Escandinavia, por lo menos durante parte de la glaciación de Würm. El comparativamente largo y benigno Interestadial da buena oportunidad para emigración en el área y subsiguiente supervivencia durante sólo el Würm II. Esta parte de la última glaciación se denomina generalmente *Haupt-Würm* (Würm Principal), significando que fue más duro que Würm I; pero esto no es universalmente cierto [12], y, lo que es más curioso, los glaciares, al menos los de una parte de la costa noruega, parece que han sido menos extensos en el segundo periodo Würm [18].

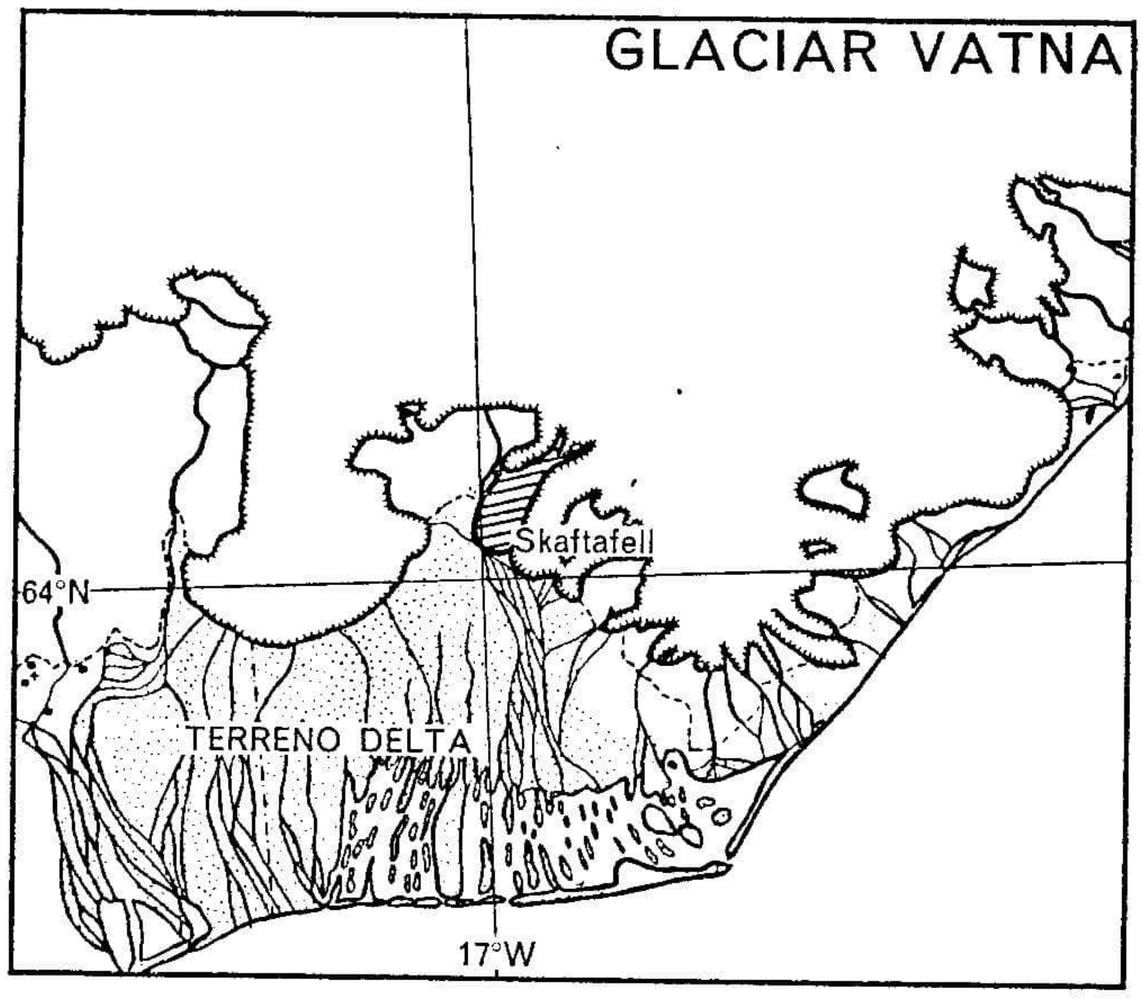

Figura 7 Mapa del contorno de la parte sur del glaciar Vatna, Islandia. La «isla biológica» de Skaftafell aparece rayada. (Según [20].)

Un refugio glacial en Alaska

Mientras en el caso de Europa, los biogeógrafos tienen que esforzarse mucho para encajar sus hechos en el esquema geológico, Alaska les ha proporcionado buen apoyo para sus teorías, si bien los argumentos se presentan en orden inverso [19]. En la parte suroeste de Kodiak, gran isla al sur de Anchorage, un geólogo, T. N. V. Karlstrom, ha descubierto por medio de fotografías aéreas que los depósitos superficiales indicaban la existencia de tierra libre de hielo, refugio potencial del tipo «nunatak», por lo menos durante las dos glaciaciones más recientes. En 1962 visitó la región una expedición en la que iban tres zoólogos, uno de ellos el autor de este artículo, y un botánico.

Los biólogos se encontraban en la favorable posición de comenzar por el extremo opuesto, y más seguro. En vez de tener que buscar un sitio en el que pudiera sobrevivir su flora y fauna, tuvieron la oportunidad de descubrir y describir las formas vivientes de un área de refugio, determinada con entera independencia.

Como esperábamos, no encontramos ninguna especie nueva, única (endémica). Un aislamiento relativamente corto, de unos 100 000 años, no es suficiente para que evolucionen nuevas especies, por lo menos en los insectos. Se observaron signos de evolución menor y tendencia a la formación de subespecies en dos plantas, un coleóptero y un crustáceo Anfípodo. Las varias plantas e insectos existentes en el refugio están tan aislados de la península

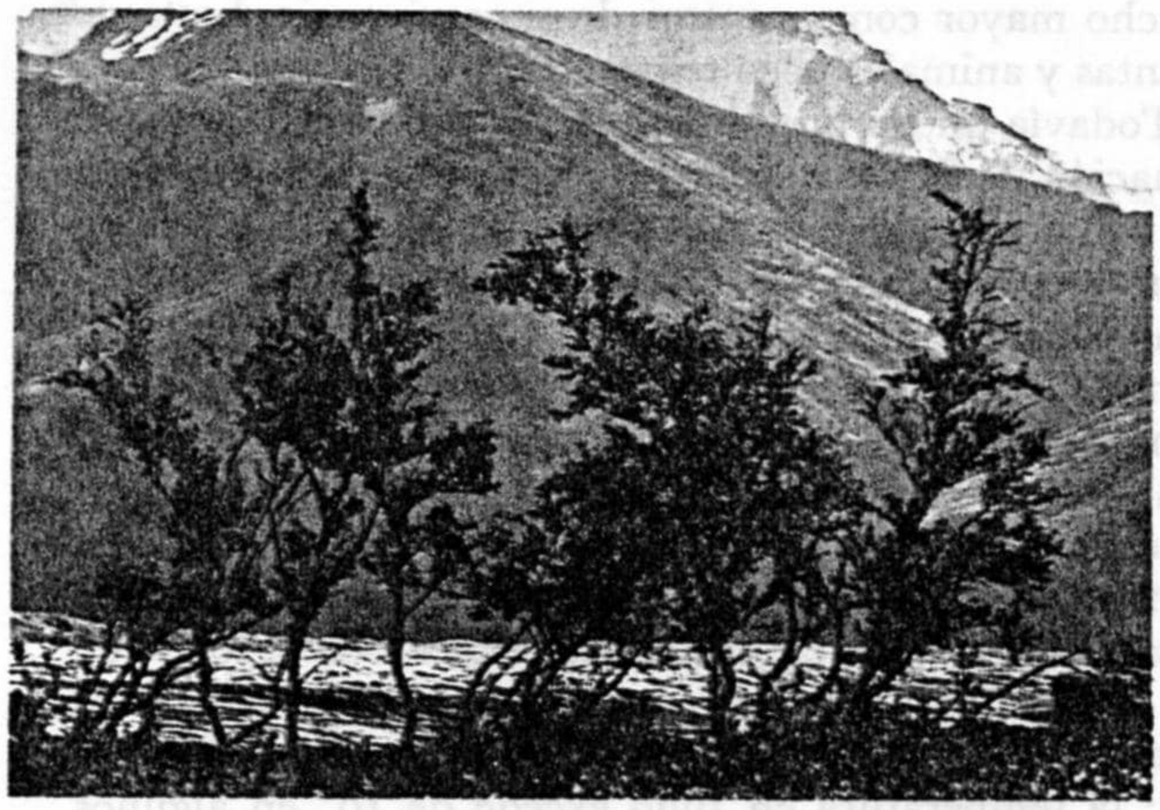

Figura 8 Skaftafell, Islandia. A lo largo del borde oriental de este «refugio viviente» se desarrolla monte bajo de abedules sobre el glaciar hasta una altura de 100 m. (Reproducido por cortesía de *Bókaútgáfan Örn og Örlygur h. f.*, Reykjavik.)

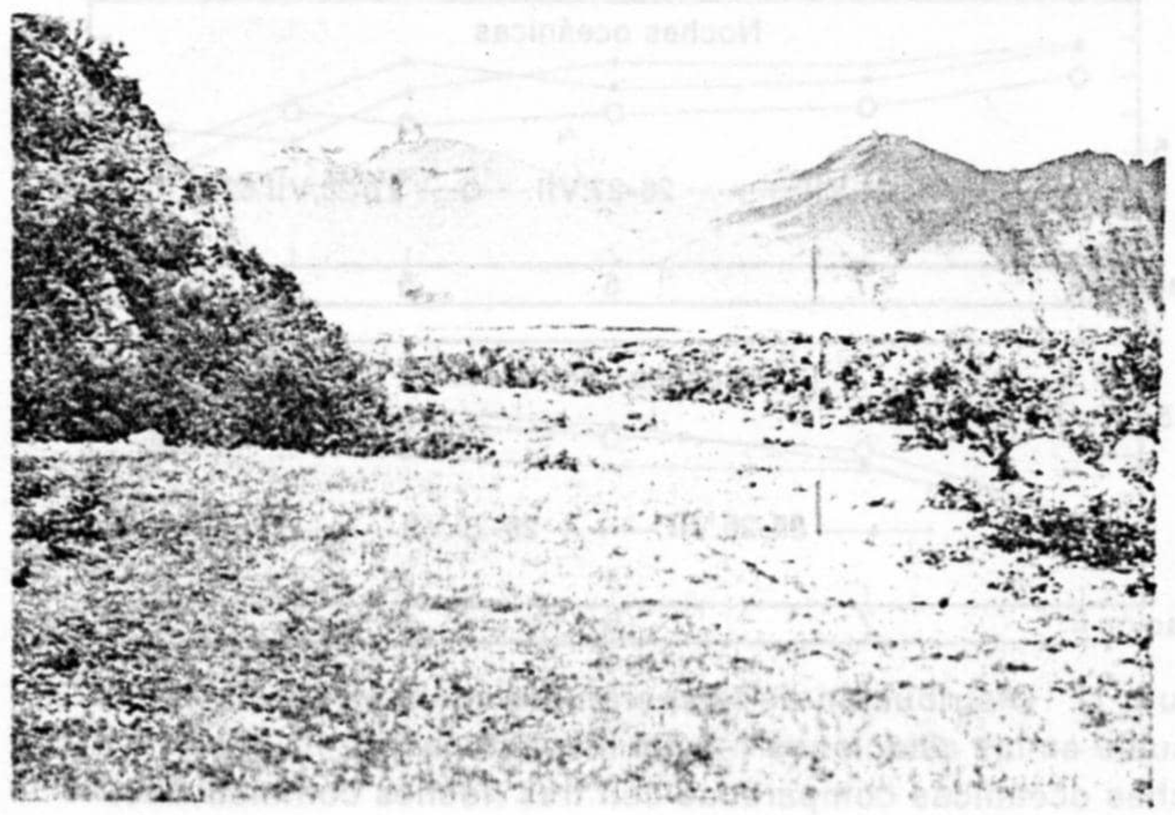

Figura 9 Skaftafell, Islandia. Estación climatológica No 8, a 1220 m del hielo. (Foto: Åke Persson.)

de Alaska que no es probable una emigración postglacial.

La prueba más evidente de supervivencia la proporcionó la distribución de coleópteros no voladores. Entre las especies de altas latitudes que viven en el refugio, sólo o principalmente por encima del límite del monte bajo (aliso y sauce), predominan las especies no voladoras en un grado no igualado en ningún área similar de montaña o tundra de Norte América. Parece que la selección entre los coleópteros ha favorecido extraordinariamente las formas no voladoras y ha debido ser más efectiva cuando el refugio quedó completamente aislado por el hielo. La conclusión debe ser que se produjo la supervivencia, por lo menos durante toda la última glaciación (Wisconsin típico, equivalente al Würm II de Europa), pero sólo para las especies más resistentes capaces de soportar el clima de una verdadera zona ártico-alpina.

Un «refugio viviente» en Islandia

El refugio Kodiak ha sido un «nunatak» rodeado de hielo (Fig. 6). Las condiciones fueron sin duda más benignas en los refugios bordeados por un mar que no permanecía helado durante todo el año, como se supone fueron los existentes en Noruega, Islandia y Terranova. Un requisito previo es que las corrientes marinas cálidas influyan en el clima a pesar del hielo próximo.

Para estudiar un lugar existente, tan parecido como sea posible a un refugio costero, se organizó una expedición en 1962 hacia el borde más próximo al mar del extenso glaciar Vatna, de Islandia (Fig. 7) [20]. Nuestro principal objetivo fue investigar la influencia del hielo sobre el clima local, así como sobre su fauna y flora. Se eligió como más conveniente el «refugio viviente» de Skaftafell (Figs. 8–12). Se encuentra a 23 km de la costa y tiene un área de unos 27 km². Más de la mitad de su contorno lo forma el hielo, y el resto el *sandur* estéril o depósitos fluviales de los ríos de glaciar. Biológicamente, Skaftafell tiene por consiguiente el carácter de una isla. Fue seleccionado para ilustrar sobre las condiciones en el borde de un gran glaciar. El efecto depresivo del hielo sobre el clima y la biota no fue muy pronunciado.

La vegetación es rica. Pequeños abedules y grandes sauces (*Salix phylicifolia*) crecen a lo largo del borde de

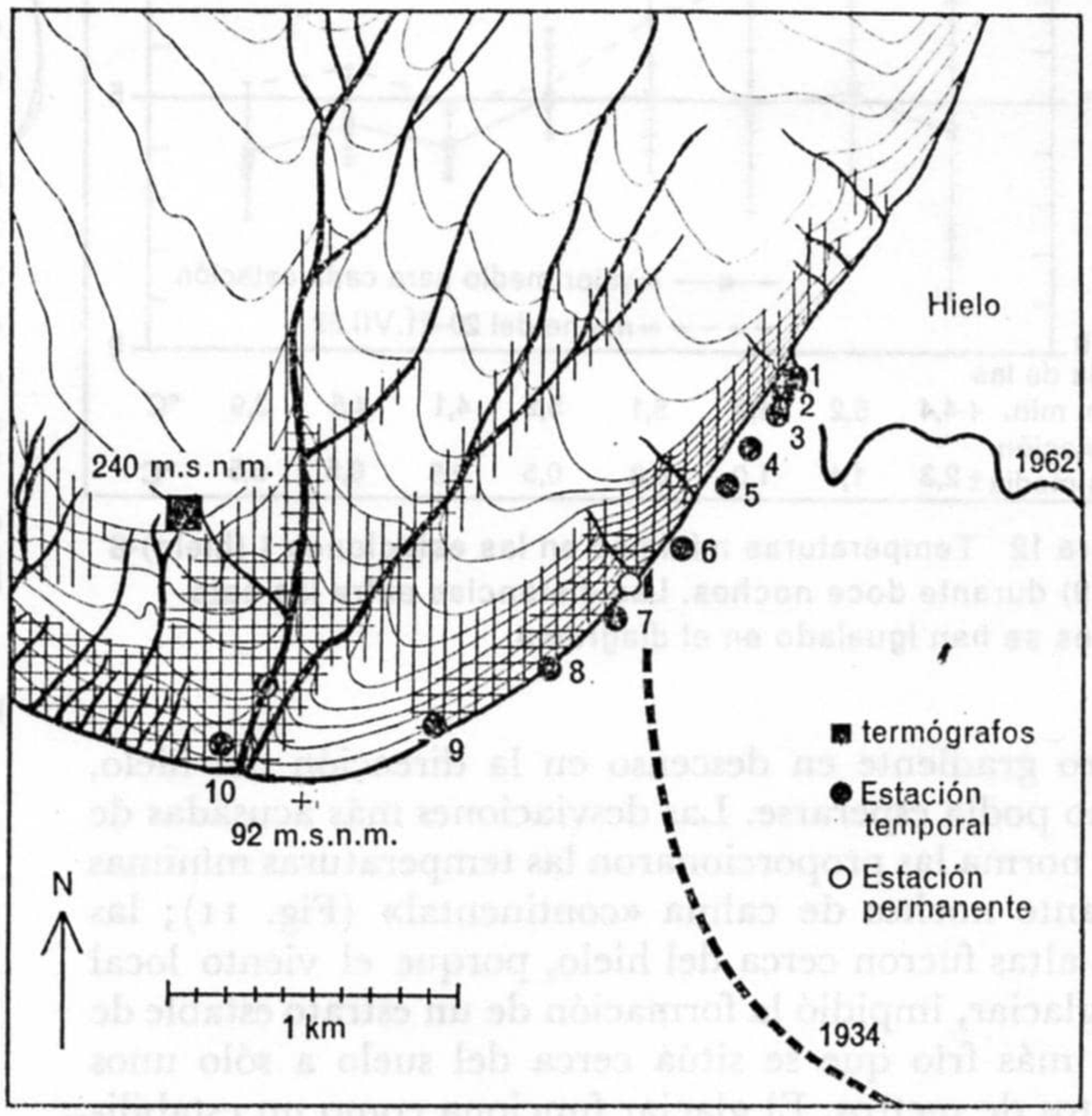

Figura 10 Parte sureste, de Skaftafell, Islandia, con las estaciones climatológicas numeradas. La serie 1–8 va desde el borde del hielo hasta los pequeños abedules. El bosque es el rayado cruzado.

Skaftafell, acercándose hasta 100 m del hielo en el lado este, y abedules desarrollados (de más de 3 m) a menos de 500 m de su borde actual.

La composición de la fauna y flora de Skaftafell, además de la existencia de grandes abedules, indica condiciones no árticas sino subárticas. Varias especies de animales y plantas allí existentes no se encuentran por encima de la zona de arbolado en ningún sitio de Europa. No obstante, ninguna porción de Skaftafell está a más de 4 km del hielo.

Montamos estaciones climatológicas temporales, de las que las más interesantes constituían una serie de ocho (Fig. 10); la No. 1 al borde del hielo y la No. 8 al borde de los pequeños abedules, a 1220 m del hielo (Fig. 9). En la mayor variedad de condiciones climatológicas, la temperatura (en y sobre el suelo) mostró un regular y

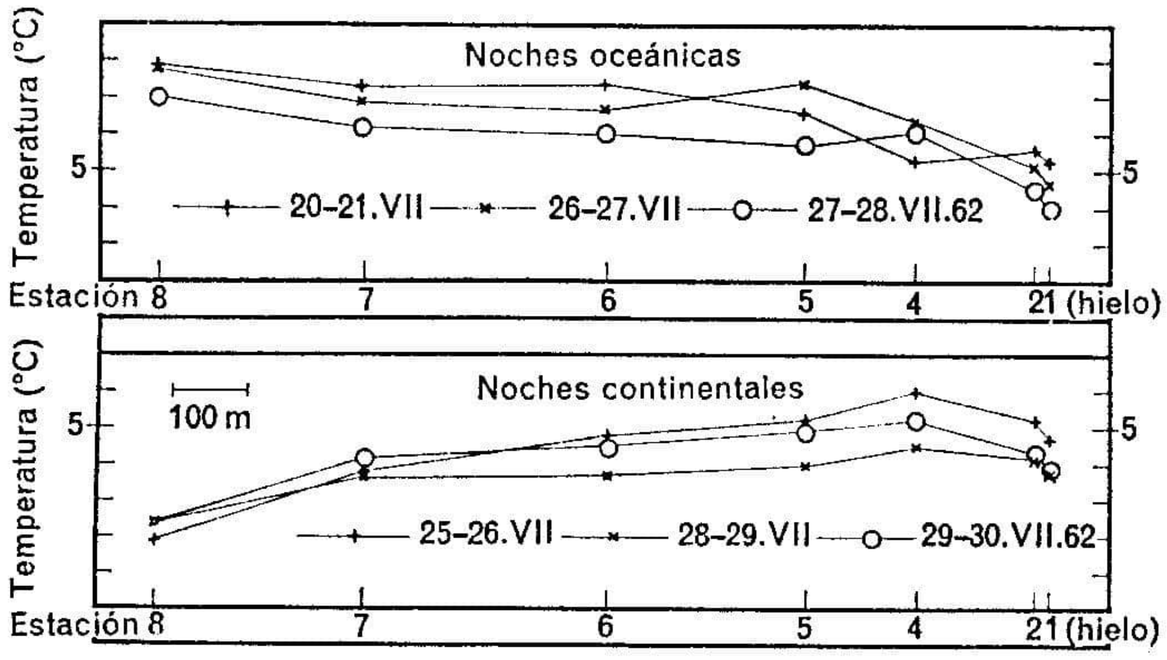

Figura 11 Distribución de temperaturas mínimas a 5 cm sobre el suelo en las estaciones 1–8 del mapa de la Fig. 10. Tres noches oceánicas comparadas con tres noches continentales.

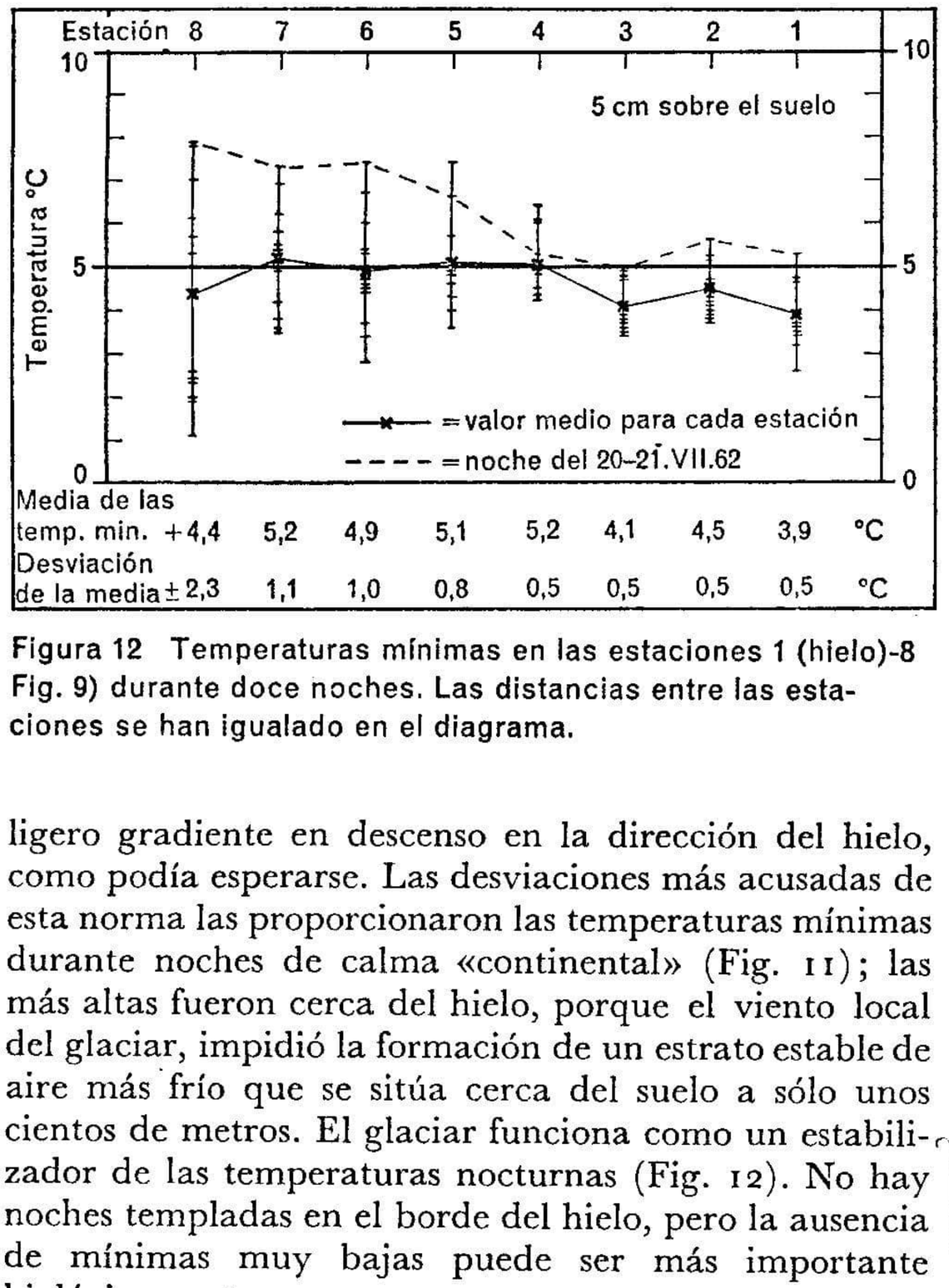

Figura 12 Temperaturas mínimas en las estaciones 1 (hielo)-8 Fig. 9) durante doce noches. Las distancias entre las estaciones se han igualado en el diagrama.

ligero gradiente en descenso en la dirección del hielo, como podía esperarse. Las desviaciones más acusadas de esta norma las proporcionaron las temperaturas mínimas durante noches de calma «continental» (Fig. 11); las más altas fueron cerca del hielo, porque el viento local del glaciar, impidió la formación de un estrato estable de aire más frío que se sitúa cerca del suelo a sólo unos cientos de metros. El glaciar funciona como un estabilizador de las temperaturas nocturnas (Fig. 12). No hay noches templadas en el borde del hielo, pero la ausencia de mínimas muy bajas puede ser más importante biológicamente.

Conclusiones

Las opiniones contradictorias sostenidas por los biólogos y geólogos en Europa y Norte América, relativas a las condiciones de localización y clima de los refugios cerrados del Pleistoceno, pueden eventual y parcialmente resolverse por un compromiso a medida que progrese el conocimiento detallado de la evolución de los periodos Würm y post-Würm. Aparentemente, el aislamiento de biotas por el hielo se ha producido en varias ocasiones.

El único refugio cerrado aceptado como tal por los geólogos es el de la Isla de Kodiak. Pero éste tiene el carácter de un «nunatak», completamente rodeado de hielo y no puede haberse conservado en él más que un pequeño número de especies muy adaptadas al frío. A los refugios costeros que se supone han existido en ambos lados del Atlántico, se les ha concedido una importancia mucho mayor como centros de supervivencia, hasta de plantas y animales poco resistentes.

Todavía queda por discutir hasta qué punto la actual situación de Skaftafell puede considerarse comparable a las condiciones que prevalecieron en un refugio costero cerrado durante las glaciaciones máximas del Pleistoceno. Puede tal vez objetarse que el glaciar Vatna, aunque el mayor de Europa, con un área de más de 8000 km², no tiene el carácter de un hielo continental. Sin embargo, ciertamente sí es ése el caso del extenso glaciar que cubre la mayor parte de Groenlandia, en donde, en el sur, como en Skaftafell, crecen abedules desarrollados en las laderas meridionales y en el fondo de los fiordos cerca del hielo [21]. El microclima de estos puntos no puede diferir substancialmente del de Skaftafell; la temperatura en Julio excede de 10° en algunos sitios, aunque más lejos de la costa baja a 6° [22].

En cualquier caso, el Skaftafell prueba que la influencia directa y local, incluso de un glaciar extenso, sobre clima, flora y fauna, es inesperadamente pequeña. Si las condiciones fueron mucho más duras en los refugios costeros, p. ej. durante el máximo del Würm II, ello fue debido a un empeoramiento general del macroclima.

El clima de ese periodo se ha calculado principalmente sobre datos de Europa central, en donde se supone que la temperatura ha descendido 12–14°C por debajo de los niveles actuales, incluso durante el verano [23]. Sin embargo, puede ser dudosa la aplicabilidad general de esta reconstrucción. El descenso de la línea de *firn* (nieve antigua) en Islandia occidental durante el máximo Würm, se ha calculado que fue de unos 450 m [24], lo que es mucho menos que en los Alpes (hasta 1200 m) [25] e indica un cambio termal menos marcado.

Referencias

[1] Holdhaus, K. *Zoogeographica*, 1, 1, 1932.
[2] Hultén, E. «Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period». 1–168, Estocolmo. 1937.
[3] Hoffman, R. S. y Taber, R. D. En «Arctic and alpine environments», págs. 143–70. Bloomington, Indiana, 1968.
[4] Hopkins, D. M. (Compilador). «The Bering Land Bridge» I–XIII, 1–495. Stanford, California. 1967.
[5] Holdhaus, K. *Abh. zool-bot. Ges. Wien*, 18, 1, 1954.
[6] Nordhagen, R. En «North Atlantic Biota and their History» (Compilado por A. y D. Löve), págs. 241–60, Oxford. 1963.
[7] Lindroth, C. H. *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl.* (6) B 4:3, 1, 1949.
[8] Hoppe, G. Ver [6], 321–35.
[9] Fægri, K. Ver [6], 221–32.
[10] Löve, A. y Löve, D. Ver [6], 1–430.
[11] Lindroth, C. H. *Opusc. ent.*, Supl. XXIII, 1, 1964.
[12] Shotton, F. W. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, 122, 357, 1967.
[13] Lindroth, C. H. *Sver. geol. Unders.*, (C), 492, 1948.
[14] Lundqvist, G. *Ibid.*, 600, 1, 1964.
[15] Lundqvist, J. *Ibid.*, 618, 1, 1967.
[16] Coope, G. R. *Opusc. ent.*, 34, 95, 1969.
[17] Nilsson, T. *Rep. VI. Intern. Congr. Quat.* Lodz, 479–94, 1965.
[18] Dahl, R. *Acta Univ. Upps.* 121, 1, 1968.
[19] Karlstrom, T. N. V. y Ball, G. E. (Compiladores). «The Kodiak Island Refugium» I–XV, 1, Edmonton, 1969.
[20] Lindroth, C. H. *Oikos*, Supl. 6, Copenague. 1965.
[21] Rosenvinge, L. K. *Meddr Grønland*, 15, 73, 1896.
[22] Böcher, T. W. *Ibid.*, 148:1, 1, 1954.
[23] Woldstedt, P. *Eiszeitalter Gegenw.*, 9, 151, 1958.
[24] Schwarzenbach, M. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Abh.*, 3, 97, 1955.
[25] Woldstedt, P. *Eiszeitalter Gegenw.*, 13, 115, 1962.